



长江江豚的进化独特性及其保护

杨光 田然 陆义

(南京师范大学, 生命科学学院江苏省长江中下游流域生物多样性保护与资源利用重点实验室, 南京 210023)

EVOLUTIONARY DISTINCTNESS OF YANGTZE FINLESS PORPOISES AND THEIR CONSERVATION

YANG Guang, TIAN Ran and LU Yi

(Jiangsu Key Lab for the Biodiversity Conservation and Resource Utilization in the Middle and Lower Reaches of Yangtze River,
College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)



杨光, 南京师范大学生命科学学院教授、博士生导师, 获教育部“长江学者”特聘教授、国家杰出青年科学基金、国家百千万人才工程国家级人选暨有突出贡献中青年专家、国务院政府特殊津贴、全国首批“黄大年式教师团队”带头人、江苏省“333工程”第一层次等荣誉或人才称号。围绕海洋哺乳动物的进化历史、次生性水生适应机制、物种濒危机制与保护对策等开展了长期和系统的研究, 在《Nature Communications》《Systematic Biology》《Molecular Biology Evolution》等国际著名或主流SCI刊物发表通讯作者论文150余篇。主持了包括国家重点研发计划项目、国家自然科学基金重点项目等在内的各类项目超过50项。兼任中国动物学会副理事长暨生物进化理论专业委员会主任委员、中国海洋湖沼学会理事、中国生态学会动物生态专业委员会副主任委员、中国野生动物保护协会科学技术委员会副主任委员、中华人民共和国濒危物种科学委员会委员、江苏省动物学会理事长, 《Molecular Biology and Evolution》《Integrative Zoology》《Frontiers in Ecology and Evolution》《The Innovation》《Scientific Reports》编委等。

在中国的长江中下游曾经同时分布和栖息着2种淡水豚类(白暨豚 *Lipotes vexillifer* 和长江江豚 *Neophocaena asiaeorientalis*), 这曾是全世界范围内非常独特的现象。然而, 不幸的是, 由于过度捕捞与非法渔业、环境污染、密集航运、沿岸工程、围湖造田、水利开发等人为活动的不利影响, 白暨豚在过去几十年里种群急剧衰退, 并于2007年被中外科学家宣布为“功能性灭绝”^[1]。实际上, 21世纪以来的20多年里, 已经不再有在野外发现任何白暨豚个体, 该物种的野外种群很可能已经灭绝了。白暨豚的灭绝被评为“2007年十大人为灾难”——代表着近50年来第一个在地球上消失的大型水生脊椎动物, 而且是受人类活动影响导致灭亡的第一

种大型哺乳动物。

白暨豚的灭绝使得长江江豚的生存状况, 特别是它会不会步白暨豚的后尘走向灭绝, 受到前所未有的关注。与白暨豚的快速衰退类似, 长江江豚的数量在20世纪90年代的时候有大约2700头, 此后就经历了持续的衰退。根据最近几次全江段科考结果来看, 2006年长江江豚的数量还有大约1800头, 到2012年的时候只有1045头, 呈现加速衰退的趋势, 但2017年调查结果显示长江中江豚数量为1012头, 衰退趋势得到了一定程度的缓解, 不过2012和2017年的全江段豚类调查中发现长江干流种群仅剩500头左右^[2], 种群生存现状岌岌可危。不过, 让人感到欣慰的是, 近年来随着国家生态文明建设和

长江大保护战略的实施,“共抓大保护,不搞大开发”越来越深入人心。受此影响,长江江豚的种群数量实现历史性转折,止跌回升,在2022—2023年开展的最近一次全流域长江江豚科考结果显示,长江江豚种群数量约为1249头,较之前的种群数量出现了大约20%的增长。

传统上长江江豚与全世界的其他江豚种群(分布于西太平洋和印度洋沿海水域)被归入单一的物种江豚*Neophocaena phocaenoides*。但考虑到长江江豚只分布在长江中下游的淡水水域,其栖息环境与生活在海洋的江豚有着显著的不同,因此长江江豚的进化独特性,特别是长江江豚与海洋江豚之间的遗传差异与分化一直受到鲸类生物学家和保护生物学家的广泛关注。

早在20世纪70年代,瑞士学者Pilleri等^[3]就注意到来自印度、巴基斯坦、日本和长江的江豚标本存在形态与解剖差异,提出把分布于印度洋巴基斯坦、印度沿岸的江豚归为*Neophocaena phocaenoides*,分布于日本沿岸的江豚为*Neophocaena sunameri*,而把分布于中国沿岸和长江中的江豚命名为*Neophocaena asiaeorientalis*。此后的很长一段时间里,江豚三亚种划分的观点,显然得到更普遍的接受。从20世纪90年代开始,南京师范大学周开亚教授团队开始根据一系列形态标记,系统地揭示了不同江豚亚种/种群之间显著的分化。如高安利等^[4]根据疣粒区宽度和疣粒列数将南海种群与其他2个种群分开,而通过背脊高度和疣粒列数将长江种群与黄海种群分开:江豚指名亚种的背脊始于体背后部,体背部疣粒区宽48—120 mm,疣粒列数10—14列,分布稀疏;北方亚种的背脊自体长之半或其前,高通常在16 mm以上,疣粒区宽3—12 mm,疣粒列数1—9列,排列紧密;江豚长江亚种的背脊自体长之半或其前,高通常不超过15 mm,疣粒区宽2—8 mm,疣粒列数2—5列。此外,相较于海洋产江豚,长江亚种体围较大、体脂较厚;成体的颅基长较小;牙齿数相对最少;颞窝、鼓围耳骨较长、枕裸较宽;尾椎数目较其他两个种群的多,寰椎棘较长,最末一个具明显横突的椎体的序列位置靠近尾端;第1胸椎较高,胸肋数目较少;胸骨宽大于黄海种群的胸骨宽,而胸骨长小于南海种群的胸骨长。

从20世纪90年代开始,分子生物学的方法和技术不断进步,推动江豚等海洋哺乳动物的遗传与进化研究逐步走向深入。如Yang等^[5,6]通过mtDNA控制区序列测定和分析,揭示了中国水域江豚显著的种群分化和遗传结构,特别是长江江豚与黄海江

豚和南海江豚的分化水平高于两个海洋江豚种群之间的分化水平。研究还发现长江江豚的遗传多样性水平较低,而东亚江豚的核苷酸多样性和单倍型多样性最高,从而提出江豚的黄海起源假说,并推测它们在较近的历史时期发生种群分化。Chen等^[7]和Li等^[8]分别基于核DNA微卫星标记和核基因的单核苷酸多态性位点(Single nucleotide polymorphisms, SNPs)发现长江江豚和海洋江豚之间的基因流水平非常低,提示存在一些阻隔或屏障限制了他们之间的基因交流。Zheng等^[9]通过线粒体D-loop全长作为遗传标记,同样支持长江江豚的DNA核苷酸多样性和单倍型多样性低于海洋江豚,推测它们在较近的历史时期发生过建群者事件并经历了瓶颈效应。

随着江豚不同种群之间显著遗传结构和种群分化的揭示,*Neophocaena*属的分类,特别是传统上认为该属只有单一物种的观点,受到了越来越多和更强有力的挑战。Wang等^[10]发现江豚的两种形态型(宽脊型和窄脊型)的背部疣粒区显著不同,两者在mtDNA水平也存在显著的遗传分化,推测在1.8万年前末次冰期时已出现生殖隔离,结合形态学证据^[11]进而提出江豚包括2个独立物种,即印太江豚(*Neophocaena phocaenoides*)和窄脊江豚(*N. asiaeorientalis*)。虽然他们把长江江豚也归入窄脊江豚,作为窄脊江豚的淡水亚种——长江江豚(*N. a. asiaeorientalis*),但由于他们的遗传学研究并没有包括长江江豚,因此有关长江江豚的分类地位及其与海洋江豚的进化关系,仍需要得到进一步的解决。

近年来,随着组学时代高通量基因组测序技术和生物信息学分析方法的快速发展,大大推动了比较基因组学、种群基因组学和系统发育基因组学在生物进化与适应研究中的应用,使得进化历史、系统发育和适应机制的研究出现了前所未有的机遇。南京师范大学联合华大基因公司和美国哈佛大学等,完成了长江江豚的基因组从头(*de novo*)测序,结合来自长江和中国沿海不同水域48只江豚样品的全基因组重测序,鉴定了超过1300万个基因组单核苷酸多态位点(Single nucleotide polymorphisms, SNPs),并基于此开展了深入的种群基因组学分析,获得了一系列创新的发现^[12],主要包括:系统发育树重建把江豚聚为相互独立的三支,分别对应于长江江豚、来自台湾海峡以南水域的宽脊江豚和来自台湾海峡以北水域的海洋窄脊江豚(图1);种群结构分析、主成分分析(Principal components analysis, PCA)、血缘一致性(Identity by descent, IBD)、连锁不平衡(Linkage disequilibrium, LD)、种群历

史动态(Population demographic history)等分析,都支持长江江豚与海洋江豚之间存在着显著而稳定的遗传分化,已形成独立的进化支系;基于贝叶斯因子(Bayes factors)的物种描述分析也支持江豚的3物种模型要优于2物种的划分;宽脊江豚与窄脊江豚支持的分化可以追溯到10万年之前,而长江江豚与海洋窄脊江豚之间的分化则在0.5—4万年前,提示末次冰期前后的海平面波动导致了长江淡水江豚种群的形成和进一步的物种分化。该研究还发现了生活在淡水的长江江豚与生活在高盐环境的海洋江豚之间在一系列与渗透调节相关的基因(如与肾脏水稳态、加压素调节的水重吸收、尿素转运等有关的基因*ADCY1*、*DYNC2H1*和*SLC14A2*,及与肾素-血管紧张素系统功能相关的基因*ACE2*等)检测到明显的正选择作用,提示长江江豚为了适应与海洋高盐环境完全不同的淡水低渗环境,已经出现了渗透调节能力的适应性进化,从而确保在淡水环境下维持体内的水盐平衡。这与早期倪建英等^[13]关于江豚小肾结构指数的测定结果相吻合:来自黄海的江豚小肾结构指数明显高于长江江豚,提示前者具有较高的尿浓缩能力,而对尿的分析所获结论也与此基本相同,即长江江豚的尿渗透浓度及钠、钾、钙、镁离子的浓度都不同程度地低于黄海沿岸的江豚标本,反映出二者对所栖水域的不同渗透浓度的适应。

显然,从形态、解剖、生理、遗传和基因组方面揭示的长江江豚与海洋江豚之间显著的遗传分化,特别是因栖息于不同咸度水环境,而在渗透调

节方面表现出的适应性进化,提示它们之间已经完全缺乏基因交流而出现了生殖隔离,从而支持把长江江豚单独作为一个物种,从窄脊江豚中独立出来提供了有力的证据。换言之,我们的研究有力支持将传统的江豚划分为3个物种:印太江豚、东亚江豚和长江江豚。

长江江豚独立物种地位的确定,充分凸显了该物种在遗传、生态和进化等方面的独特性,及其保护上的重要性和紧迫性。在白鱔豚从长江中功能性灭绝后,长江江豚无疑可以作为长江生物多样性与生态系统保护的旗舰物种。国家长江大保护战略的实施,其成败得失,很大程度上可以体现于长江江豚是否能在长江中可持续生存并实现种群的复壮。

今后,关于长江江豚与海洋江豚(包括印太江豚和东亚江豚)之间的适应性差异与物种分化,特别是东亚江豚和长江江豚在物种分布重叠区(长江口水域)之间是否存在渐渗杂交(Introgression),也需要更多的生态学、遗传学、基因组学和进化发育生物学证据,从而进一步阐明长江江豚的进化独特性,并为其物种有效性提供更多的证据。此外,需要通过先进的遗传学和基因组学技术全面揭示长江江豚的遗传多样性,及其不同江段种群之间及干流种群与通江湖泊种群(如鄱阳湖种群和洞庭湖种群)之间遗传结构和种群分化。总之,揭示长江江豚的进化独特性(特别是物种形成与淡水适应机制),遗传多样性与分布格局及其对人为影响与全球变化的响应与适应,对制定该物种及其遗传多样性的保护与管理措施(如保护区与保护地建设、迁

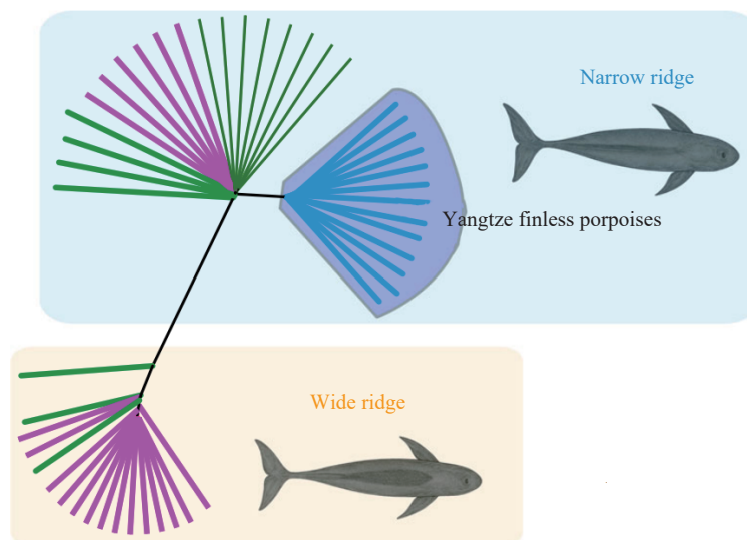


图1 基于江豚全基因组SNPs构建的系统发育树,显示长江江豚(Yangtze finless porpoise)单独聚为一支,与海洋窄脊江豚(东亚江豚)具有姊妹关系^[12]

Fig. 1 Phylogenetic reconstruction of finless porpoises based on the whole genome SNPs data, showing the Yangtze River constitutes an independent clade which has sister relationship with marine narrow-ridged finless porpoises (East Asia finless porpoise)^[12]

地保护种群的遗传管理、人工繁育个体的野化放归等), 以及长江大保护成效的监测与评估, 提供科学指导和技术支持, 具有至关重要的作用。

参考文献:

- [1] Turvey S T, Pitman R L, Taylor B L, *et al.* First human-caused extinction of a cetacean species [J]? *Biology Letters*, 2007, 3(5): 537-540.
- [2] Huang J, Mei Z G, Chen M, *et al.* Population survey showing hope for population recovery of the critically endangered Yangtze finless porpoise [J]. *Biological Conservation*, 2020(241): 108315.
- [3] Pilleri G, Gahr M. On the taxonomy and ecology of the finless black porpoise, *Neophocaena* (Cetacea, Delphinidae) [J]. *Mammalia*, 1975, 39(4): 657-673.
- [4] Gao A L, Zhou K Y. Geographical variation of external measurements and three subspecies of *Neophocaena phocaenoides* in Chinese waters [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 1995, 15(2): 81-92. [高安利, 周开亚. 中国水域江豚外形的地理变异和江豚的三亚种 [J]. 兽类学报, 1995, 15(2): 81-92.]
- [5] Yang G, Ren W, Zhou K, *et al.* Population genetic structure of finless porpoises, *Neophocaena phocaenoides*, in Chinese waters [J]. *Marine Mammal Science*, 2002, 18(2): 336-347.
- [6] Yang G, Liu, S, Ren W, *et al.* Mitochondrial control region variability of baiji and the Yangtze finless porpoises, two sympatric small cetaceans in the Yangtze River [J]. *Acta Theriologica*, 2003, 48(4): 469-483.
- [7] Chen L, Bruford M W, Xu S, *et al.* Microsatellite variation and significant genetic structure of the finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides*) in Chinese coastal waters and the Yangtze River [J]. *Marine Biology*, 2010, 157(7): 1453-1462.
- [8] Li S, Xu S, Wan H, *et al.* Genome-wide SNP and population divergence of finless porpoises [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2013, 5(4): 758-768.
- [9] Zheng J S, Xia J H, He S P, *et al.* Population genetic structure of the Yangtze finless porpoise *Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*: implications for management and conservation [J]. *Biochemical Genetics*, 2005, 43(5): 307-320.
- [10] Wang J Y, Frasier T R, Yang S C, *et al.* Detecting recent speciation events: the case of the finless porpoise (genus *Neophocaena*) [J]. *Heredity*, 2002, 101(2): 145-155.
- [11] Jefferson T A, Wang J Y. Revision of the taxonomy of finless porpoises (genus *Neophocaena*): the existence of two species [J]. *Journal of Marine Animals and Their Ecology*, 2011, 4(1): 3-16.
- [12] Zhou X, Guang X, Sun D, *et al.* Population genomics of finless porpoises reveal an incipient cetacean species adapted to freshwater [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1276.
- [13] Ni J Y, Zhou K Y. Renicular structural indices and urinary concentrating capacity of *Neophocaena phocaenoides* [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1988, 34(3): 243-250. [倪健英, 周开亚. 江豚的小肾结构指数和尿浓缩能力 [J]. 动物学报, 1988, 34(3): 243-250.]